

温暖化に貢献しうるブナ林

成熟林は炭素を吸収していないのか？

筑波大学生命環境系准教授 廣田 充

近年の地球温暖化の主因の一つに、大気中の二酸化炭素濃度の増加がある。森林を構成する樹木は、大気中の二酸化炭素（以下 CO_2 とする）を取り込んで炭水化物を合成している。合成された炭水化物は、様々な有機物のかたちで葉や根の材料となったり、幹に蓄えられたりしている。これが、森林が CO_2 の吸収源と言われる理由である。一方、森林を生態系として捉えた場合、足下の土壌圏にも目を向ける必要がある。土壌圏では、樹木の根だけでなく、様々な土壌動物や土壌微生物が存在し、彼らの呼吸によって常に CO_2 が放出されている。従って、森林生態系として考える場合、樹木の光合成による CO_2 吸収量とそこに存在する全ての生物の呼吸による CO_2 放出量の両方を考える必要がある。多くの人は、森林生態系として考えた場合でも森林は重要な CO_2 の吸収源であり、いずれも同様に CO_2 を吸収すると考えているかもしれない。しかし、実はそうではない。森林生態系としての CO_2 吸収量は、森林によって大きく異なる。ごく最近までは、特に十分に成熟した森林生態系では、ほとんど CO_2 を吸収していないと考えられてきた。それはなぜだろうか。この章では、最初に森林生態系の炭素循環とその時間変化について概説する。次に、筆者らが日本のブナ成熟林で行っている炭素循環研究の成果にも触れながら、成熟した森林生態系の CO_2 の吸収能力について考察していく。なお本稿の内容は、文部科学省科学研究費・基盤研究（B）課題 No.24310004（代表・廣田充）の成果の一部を含んでいる。

1. 森林生態系における炭素循環

我が国は、その温暖湿潤な気候から森林が形成されやすい世界有数の森林国であり、実際に国土の約3分の2が森林に覆われている。日本の森林は、気候帯、地形や成立年代の違いから非常に多様なうえに、人工林も多くみられるという特徴もある（2013年度版 森林・林業白書）。このように多様な森林があることは、舞台ともいえる土壌や気候帯はもちろん、その舞台の主演ともいえる樹木やそこで生育する生物も多様であることを意味する。しかし、森林生態系の炭素循環のプロセスは、森林によって大きく違うわけではない。森林生態系の炭素循環に関してたくさんの良書があるので、詳細はそちらに譲ることにして、ここでは森林生態系の炭素循環の概要を述べるにとどめる。

森林生態系における炭素循環の概略図を図1に示す。ここでは、大気中のCO₂の流れという視点で見てみよう。大気中のCO₂は、森林生態系の基盤をなす樹木の葉の気孔から取り込まれ、光合成によって光エネルギーと水を利用して有機物に変換される。この光合成によって生産される有機物量を総一次生産（Gross Primary Production, GPP）という。変換された有機物の一部は植物自身の呼吸によっても消費され、再び大気へ戻る。CO₂を吸収する植物自身が呼吸によってCO₂を放出することに違和感を覚える方がいるかもしれないが、植物も生きています以上、我々と同様に呼吸をしている（図1）。植物体へ“生きた有機物”として取り込まれたCO₂は、そのまま永久に植物体内に留まる訳ではな

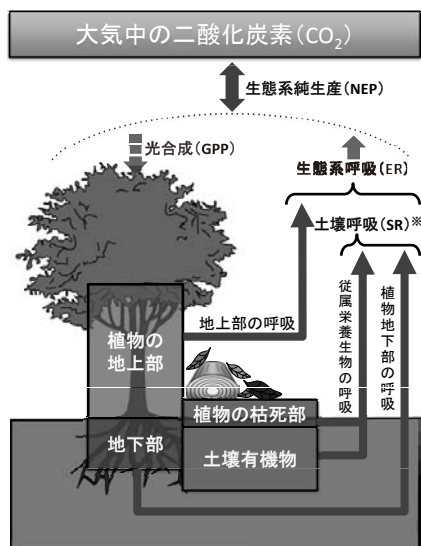


図1 森林生態系における炭素循環の概略図
図中の矢印は炭素(CO₂)の移動を、四角い箱は炭素の貯留(プール)を示す

い。最終的には落葉や落枝、あるいは枯死木といった“死んだ有機物”に形を変えて森林に存在する。植物は地下部にも存在することから、土壌中にも“死んだ有機物”が存在している。この“死んだ有機物”は、最終的には再びCO₂となり大気中に放出される。“死んだ有機物”は、土壌を生育の場とする土壌動物や微生物にとって貴重な資源であり、これらによって再びCO₂に戻される。これらの動物は従属栄養生物と呼ばれており、これらが有機物を分解して放出するCO₂を従属栄養生物の呼吸という。

ここで、改めてCO₂の流れと語句について整理しよう。光合成によって取り込まれる経路は一つ(GPP)であるのに対して、CO₂となって大気へ戻る経路は複数ある。大きく分けると、植物の地上部の呼吸とそれ以外のCO₂放出がある。後者の大部分は、植物の地下部の呼吸と土壌の従属栄養生物の呼吸である。これらの呼吸によるCO₂は、土壌表面から放出されるので土壌呼吸と呼ばれている。土壌呼吸と植物の地上部分の呼吸を合わせたものを生態系呼吸(Ecosystem Respiration, ER)と呼ぶ。ここで、ある森林生態系全体を巨大な透明容器に閉じ込めたとしよう(図1の破線のイメージ)。その場

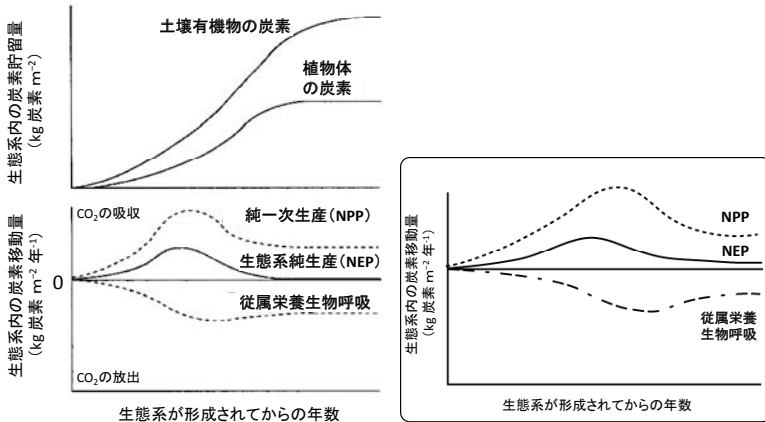


図2 生態系の炭素循環の時間変化

生態系が形成されてからの生態系内の炭素貯留量の変化(左上図)と炭素移動量の変化(左下図)の模式図(Chapin et al. 2002を一部改変)。火山噴火のような巨大な攪乱によって生態系が形成された後の生態系の炭素貯留量(左上)と炭素移動量(左下)の時間変化を示す。それぞれの右端付近が十分に成熟した状態の生態系、つまり成熟林と考えることができる。生態系としてのCO₂吸収能力を示すNEPは、時間経過とともに増加し、ある時にピークに達するように描かれている。右下の図は、同じ筆者らが2011年に発表した改訂版の炭素移動量の変化の模式図。この中では、生態系純生産(NEP)がゼロにならないことに留意してほしい

合、容器内の CO₂ が減少あるいは増加するかは、GPP と ER の大きさで決まり、この値を生態系純生産 (Net Ecosystem Production, NEP) という。NEP の値こそが生態系としての CO₂ 吸収能力を示すものである。ここで、植物による生産に関する量をもう一つ紹介したい。それは、植物の成長量を示す純一次生産 (Net Primary Production, NPP) であり、これは GPP から植物の呼吸量を差し引いた値となる (図 2)。森林の CO₂ 吸収能力を論じる際に NPP が用いられることは少なくないが、生態系全体で CO₂ 吸収量を考える際には、NPP よりむしろ NEP で考えることが肝要である (図 1)。

2. 時間とともに変化する森林生態系の炭素循環

先述した炭素循環の結果として、多くの森林は GPP が ER よりも大きく、陸域生態系の中でも主要な炭素貯留の場となっている (Pan et al. 2011)。しかし、ある特徴を有する森林生態系は炭素吸収能力がない、つまり NEP ≒ ゼロと考えられている。その特徴とは、十分に成熟していることであり、成熟林や原生林を指す。この事実には驚かれる方がいるかもしれない。しかし、生態学や炭素循環の分野では、古くからそう考えられてきた (Odum 1969)。その理由は、森林の成熟とともに、樹木サイズが大きくなり、自身の呼吸と従属栄養生物の呼吸が大きくなり、最終的には光合成量 (GPP) とほぼ同じ量になるからである。つまり、成熟林では GPP と ER が釣り合う平衡状態、NEP=0 となると考えられてきた。成熟林の GPP がやがて低下していく理由はいくつか挙げられているが、主なものとして樹木自身の老化によって光合成に不可欠な水の導通性の低下や栄養塩類の供給量の減少が報告されている (VanCleve et al. 1991, Binkley et al. 2002)。これらをまとめた模式図が図 2 である。

これらの図は米国の著名な生態学者らによって 2002 年に発刊された専門書の初版にある図を一部改変したものである。一方図 2 の右下の図は、同じ著者らが 2011 年に出版した同専門書の第 2 版のものである。初版と同じように、NEP を含む炭素移動量の時間変化を描いているが、NEP について注意深く見てほしい。初版の図とは異なり、十分に時間が経過した成熟林でも NEP がゼロにならないように改訂されている。もちろんこれは書き誤りではない。初

版が発刊されてからの9年間の間に、成熟林での炭素循環に関する研究が進み、このような専門書の記載が書き換わるまでになったのである。その代表的なものとして、Sebastian Luyssaert らが2008年に有名な科学雑誌 Nature で発表した成熟林の炭素循環に関する研究がある。彼らは、世界中の森林生態系

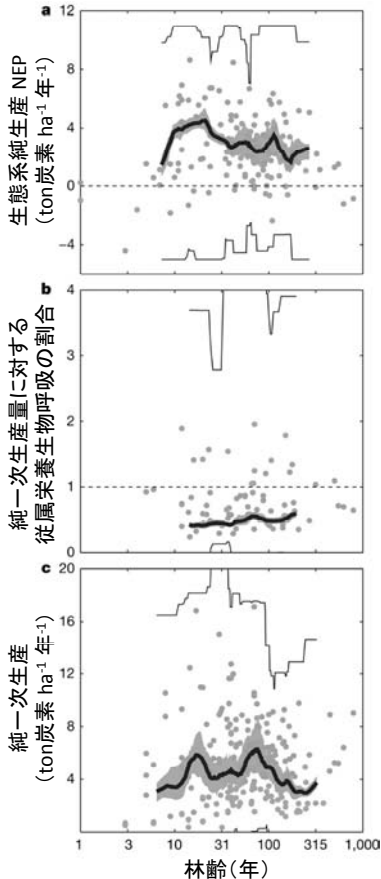


図3 林齢に応じて変化する森林生態系における炭素循環 (Luyssaert et al.2008 を一部改変)

林齢に伴う生態系純生産 (上図)、純一次生産に対する従属栄養生物の割合 (中図)、純一次生産 (下図)

の炭素循環に関する膨大なデータを用いて、林齢に伴う NEP 等の変化を再検証した。その結果、林齢が 800 年程度の成熟林でも NEP はゼロにならず、依然として高い CO_2 吸収能力を示すことを明らかにした (図 3)。彼らの試算によると、現在は CO_2 吸収能力がないとされている成熟林の NEP は、少なく見積もっても陸域生態系全体の CO_2 吸収量の 1 割程度になることを示唆している。彼らのこの報告は、まさに教科書を塗り替えるような発見であったといえよう。

彼らの研究成果を別の視点から考えてみたい。彼らの報告が事実であるならば、地球上の成熟林の NEP は、年間約 1Gt (G は 10 の 9 乗) と推定され、これは陸域全体の NEP の 1 割程度に相当することを意味する。現状では、これらの炭素吸収量はカウントされていないことから、どこか他の場所での CO_2 放出量が見過ごされている、あるいは他の生態系の NEP を過大評価していることを意味する。冒頭で触れたように、今日の地球温暖化の主因は、大気 CO_2 濃度の増加とされている。よって、我々が地球を持続的に利用で

きるかどうかは、大気 CO₂ 濃度の監視・管理が不可欠である。そのために、様々な生態系の NEP を正確に推定することは喫緊の課題である。こういう意味でも、彼らの成熟林の炭素吸収能力の再評価に関する研究は非常に重要である。

3. 成熟林の NEP がゼロにならない仕組み

2006 年頃から、私も共同研究者らと一緒に森林の炭素循環に関する研究、特に林齢に伴う炭素循環の時間変化に焦点を当てた研究に着手した。一方で、成熟林の NEP がゼロになるという通説には疑問を抱いておらず、Luyssaert ら (2008) の成果は私にとっても衝撃的であった。と同時に、成熟林の NEP がゼロにならない仕組みを明らかにしたいと強く思うようになった。というのも、依然として成熟林の NEP がゼロにならない仕組みが解明されていないからである。

ここで再度、なぜ成熟林の NEP はゼロになると考えられていたのか、振り返ってみたい。森林が成熟するにつれて、樹木は巨大になり老齢化していく。巨大化した樹木は、身に付けている葉の分だけ光合成をすることができ、それには限りがある。一方で、巨大化した樹木自身の呼吸やその生態系に生育する従属栄養生物の呼吸が大きくなり、それらが釣り合う≒ NEP がゼロになるという理屈である。これまでの多くの先行研究によると、樹木が成熟するにつれて光合成による CO₂ 吸収量に、呼吸などによる CO₂ 放出量が近づくことは、ほぼ間違いないようだ (只木ら 1988, Ryan et al. 1997)。それは、際限なく巨大化し続ける樹木が存在しないことから事実と考えて良い。とすると、なぜ成熟林の NEP はゼロにならないのだろうか。

私は、この問いを解く鍵は成熟林の更新の仕組みにあると考えている。森林は

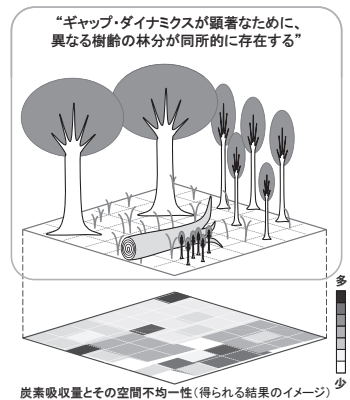


図4 成熟林の林分構造と炭素吸収量の模式図

成熟林内には、若い樹木から成熟した樹木までさまざまな林齢の林分が存在する

時間の経過とともに、明るいところを好むマツのような樹木（陽樹）の森林から、徐々に暗いところでも生育可能なシイ・カシのような樹木（陰樹）の森林へと移り変わる。これを遷移というが、遷移の最終形を成熟林（極相）という。古くは、ひとたび成熟林に達すると、成熟林はずっと成熟林のままであり、巨大化、老齢化した樹木のための静的な生態系であるとされてきた。しかし、遷移の研究が進むにつれて、実際の成熟林は、非常に動的な生態系であることが明らかになってきた。具体的には、実際の成熟林では、老齢化した樹木が、病虫害や積雪等の影響を受けて倒れることがある。そのような場所をギャップという。ギャップの林床は、そうでない林床に比べて明るくなり、成熟林内ではあるものの、陽樹などが生育できるような環境となる。そこでは、遷移の初期にみられるような植物や成熟した植物の実生がみられるなど、若い林が形成される。実際の成熟林は、こういったギャップに依存しつつ更新されていることが明らかになっており、これをギャップ・ダイナミクスという。別の言い方をすると、実際の成熟林は、生まれたて（実生）の林、若い林、そして老齢な林が同所的に存在しているのである。

このように、多様な林齢の林が同所的に存在するという成熟林特有の構造が成熟林の NEP がゼロにならない要因となっている—これが私の仮説である。具体的には、図 4 にあるように、成熟林といえども細かく見ると、様々な世代の樹木が同所的に存在することから、場所によって炭素循環が大きく異なるのではないか、その集合体としての成熟林の NEP はゼロにならない、といった仮説である。

4. カヤノ平ブナ成熟林の炭素吸収能力

この仮説を検証するべく、私は、長野県木島平村のカヤノ平に広がるブナ成熟林で調査を行っている。このブナ成熟林には、信州大学教育学部の井田秀行氏によって設置された長期モニタリング用の固定調査区（100m × 100m）がある（図 5）。この調査区は、環境省「モニタリングサイト 1000」のコアサイトとしても登録されており、2005 年から毎年、植生概況調査だけでなく、徘徊性昆虫や鳥類等の調査が行われている。このカヤノ平ブナ林は、冷温帯の主な極相種であるブナが優占する成熟林（ブナの樹齢 300 ～

500 齢、廣田ら未発表データ) である。私は前述の仮説を検証するため、この固定調査区を 100 個の小プロット (10m × 10m) に分けて、小プロットごとに炭素移動量や炭素蓄積量を定量化することで対象地域全体の炭素循環を推定することにした (図 5)。2012 年に開始した本研究は現在も継続中であり、ここでは、炭素循環の中でも土壌呼吸の結果を紹介したい。

土壌呼吸は、生態系全体の CO₂ 放出量 (ER) の約半分程度を占める主要な炭素移動の経路となっているだけでなく (Davidson et al. 2002)、生態系の NPP と正の相関関係にある (Raich & Schlesinger 1992)。従って土壌呼吸が小プロット間で大きく異なるのであれば、ER や GPP といった生態系の CO₂ 吸収能力を決定する炭素移動量も小プロット間で異なることを示唆する。多点で同時に土壌呼吸を測定するために、アルカリ性薬剤を用いた簡便なアルカリソーダ法 (木部 & 鞠子 2004) を用いた。土壌呼吸量の空間変動要因を推定するため、土壌呼吸量の測定とともに、各地点の土壌温度、土壌水分、それに林冠の開空度を調べた。林冠とは森林の上層を覆っている枝葉の部分を指し、林冠の開空度は、その枝葉によって空がどれくらい覆われているかを示す。開空度が 100% と言えば枝葉が一つもない状況であり、こういった値となる場所は、巨木が倒れることで形成されるギャップと言える。

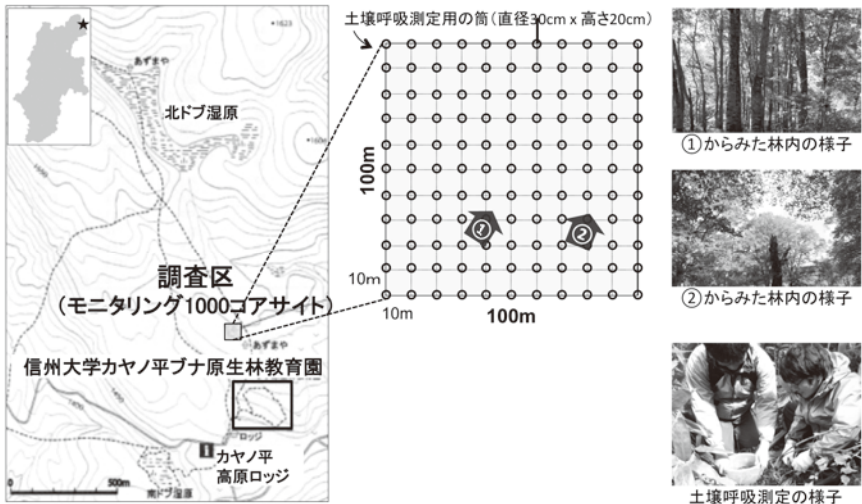


図 5 調査地のカヤノ平ブナ成熟林の位置と林内の様子

5. ブナ成熟林の土壌呼吸の空間不均一性の要因

カヤノ平ブナ成熟林の固定調査区における土壌呼吸量、その時の土壌温度、土壌水分、開空度を図6に示す。まず、土壌呼吸量は小プロットごとに大き

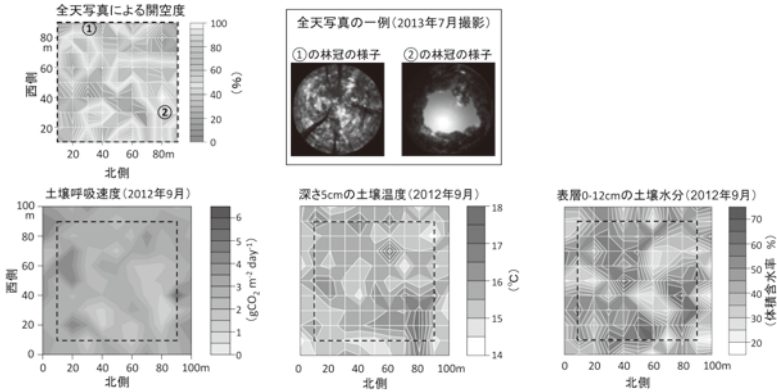


図6 土壌呼吸速度、土壌温度、土壌水分、および開空度の空間不均一性（西村ら、投稿準備中）

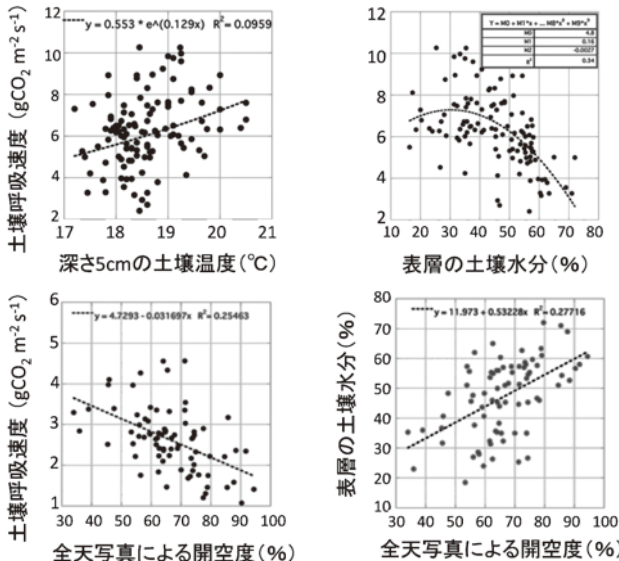


図7 土壌呼吸速度と環境要因の関係、および開空度と土壌水分の関係（西村ら、投稿準備中）

く異なっており、その値の変動の大きさ（変動係数）は、長野県の同様の気候条件にある二次林、アカマツ林やミズナラ林よりも大きいことが分かった。小プロット間での環境要因の違いも大きく、特に土壌水分は、約20%から70%までみられ、開空度も約35%から95%までと大きく異なっていた。興味深いことに、小プロットごとの土壌呼吸量は、土壌水分と開空度と有意な相関が見られた（図7）。土壌水分と開空度が高くなるにつれて、土壌呼吸速度は低下する傾向が見られた。さらに興味深いことに、開空度が高くなるにつれて、土壌水分が増加する傾向も明らかとなった。これは、つまりギャップ等で林冠が開けてくるにつれて、土壌水分が高くなることを意味している。これらを合わせて考えると、成熟林に特有の林分構造によって、場所による土壌水分の違いが大きく、その結果、土壌呼吸も場所による違いが大きくなったのではないかと考えている。

カヤノブナ成熟林の土壌呼吸の空間不均一性は大きく、それには成熟林に特有な植生構造が関与していた。これがここまでの結果で言えることである。これ以外にも測定すべき様々な炭素の移動があり、それらを評価しないと成熟林生態系のNEPは評価できない。しかし、成熟林の炭素吸収能力は、同一林分内でも大きく異なる可能性が高く、それが成熟林生態系のNEPに関わることは間違いなさそうだ。今後は小プロットごとのGPPも合わせて定量化し、成熟林全体のNEPの再評価を行うとともに、その要因解明に挑む予定である。

6. 気候変動下での森林生態系の炭素吸収能力

森林の炭素循環が時間的に変化することや、成熟林の炭素循環が解明していない現状に驚かれた方もいるかもしれない。今回述べなかったが、炭素循環や炭素吸収能力は、温度等の環境要因によっても変化する。例えば、今日の温暖化の主因とされるCO₂濃度の上昇は光合成を促進する。しかしながら、その効果が持続しないといった報告もあり、環境要因が森林生態系の炭素吸収能力にどのような影響を及ぼすか、ということについても未解明な部分も多くある。CO₂吸収機能を有する森林を持続的かつ効果的に利用していくことは今後の課題であり、そのためには、様々な森林生態系の炭素循環と炭素

吸収能力に関する更なる研究が必要である。

〔引用文献〕

- Bekku, Y., Koizumi, H., Oikawa, T., Iwaki, H. (1997) Examination of four methods for measuring soil respiration. *Applied Soil Ecology*, 5, 247-254.
- Binkley, D., Stape, J.L., Ryan, M.G., Barnard, H., Fownes, J. (2002) Age-related decline in forest ecosystem growth: an individual-tree, stand-structure hypothesis. *Ecosystems* 5, 58-67.
- Chapin, F.S., III, Matson P.A., Mooney, H.A. (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. First edition, Springer-Verlag, New York. 436 p.
- Chapin, F.S., III, Matson P.A., Vitousek, P.M. (2011) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Second edition, Springer-Verlag, New York. 529 p.
- Davidson, E.A., Savage, K., Bolstad, P., Clark, D.A., Curtis, P.S., Ellsworth, D.S., Hanson, P.J., Law, B. E., Luo, Y., Pregitzer, K.S., Randolph, J.C., Zak, D. (2002) Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, Issues 1-4, 21-37.
- Luysaert, S., Schulze, E., Borner, A., Knohl, A., Hessenmoller, D., Law, B., Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455, 213-215.
- Odum, E.P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* 164, 262-270.
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S. and Hayes, D. (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333: 988-993.
- Pregitzer, K.S. & Euskirchen, E.S. (2004). Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*, 10, 2052-2077.
- Raich, J.W. & Schlesinger, W. H. (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44: 81-99.
- Ryan, M.G., D. Binkley, and J.H. Fownes (1997), Age-related decline in forest productivity: Pattern and process, *Advances in Ecological Research*, 27, 213-262.
- Van Cleve, K., Chapin, F. S., III, Dyrness, C. T., and Viereck, L. A. (1991) Element cycling in taiga forests: State-factor control. *BioScience* 41, 78-88.
- Zhou, G., Liu, S., Li, Z., Zhang, D., Tang, X., Zhou, C, Mo, J. (2006). Old-growth forests can accumulate carbon in soils. *Science*, 314, 1417.
- 木部剛、鞠子茂 (2004) 土壌呼吸の測定と炭素循環. *地球環境*, 9 (2), 203-212.
- 只木良也、依田修二、浅井聡司 (1988) ブナ壮齢林および老齢林における炭素循環. *信州大学理学部紀要*, 23:7-20.
- 平成 25 年版 森林・林業白書 (2013) 全国林業改良普及協会